

Обзорная статья / Review article
УДК 591.185.1:534.88:591.5
DOI: 10.18470/1992-1098-2020-4-6-20

Эхолокация рукокрылых (*Chiroptera Blumenbach, 1779*) как элемент их экологической пластичности

Егор М. Щелканов¹, Станислав С. Уколов², Мария Н. Дунаева^{3,4}, Татьяна В. Москвина^{3,4}, Игорь А. Попов¹, Юрий А. Белов^{3,4}, Надежда Н. Какарека⁴, Анна В. Ганзевич⁵, Валентина Ф. Толкач⁴, Юрий Г. Волков⁴, Ирина В. Галкина³, Михаил Ю. Щелканов^{3,4,6,7}

¹Московский физико-технический институт, Долгопрудный, Россия

²Уральский федеральный университет, Екатеринбург, Россия

³Дальневосточный федеральный университет, Владивосток, Россия

⁴Федеральный научный Центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН, Владивосток, Россия

⁵Министерство лесного хозяйства и охраны объектов животного мира Приморского края, Владивосток, Россия

⁶Национальный научный Центр морской биологии ДВО РАН, Владивосток, Россия

⁷НИИ эпидемиологии и микробиологии им. Г.П. Сомова Роспотребнадзора, Владивосток, Россия

Контактное лицо

Михаил Юрьевич Щелканов, доктор биологических наук; заведующий лабораторией вирусологии ФНЦ биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии Дальневосточного отделения Российской академии наук; 69022 Россия, г. Владивосток, пр-т Столетия Владивостоку, 159/1; заведующий лабораторией экологии микроорганизмов с Международным научно-образовательным Центром биологической безопасности Школы биомедицины Дальневосточного федерального университета; 690091 Россия, г. Владивосток, ул. Суханова, 8; ведущий научный сотрудник ННЦ морской биологии Дальневосточного отделения Российской академии наук; 690041 Россия, г. Владивосток, ул. Пальчевского, 17; директор НИИ эпидемиологии и микробиологии им. Г.П. Сомова Роспотребнадзора; 690087 Россия, г. Владивосток, ул. Сельская, 1.

Тел. +79245297109

Email adorob@mail.ru

ORCID <https://orcid.org/0000-0001-8610-7623>

Формат цитирования

Щелканов Е.М., Уколов С.С., Дунаева М.Н., Москвина Т.В., Попов И.А., Белов Ю.А., Какарека Н.Н., Ганзевич А.В., Толкач В.Ф., Волков Ю.Г., Галкина И.В., Щелканов М.Ю. Эхолокация рукокрылых (*Chiroptera Blumenbach, 1779*) как элемент их экологической пластичности // Юг России: экология, развитие. 2020. Т.15, N 4. С. 6-20. DOI: 10.18470/1992-1098-2020-4-6-20

Получена 20 июля 2020 г.

Прошла рецензирование 31 августа 2020 г.

Принята 12 сентября 2020 г.

Резюме

Цель. Цель настоящей работы заключается в кратком обобщении современных представлений о феномене эхолокации у представителей отряда рукокрылых (*Chiroptera Blumenbach, 1779*).

Обсуждение. В работе обсуждаются место рукокрылых среди других таксономических групп животных, имеющих способности к эхолокации, история открытия Л. Спалланцани в XVIII веке «ушного зрения» у летучих мышей, первые научно-обоснованные предположения об использовании ими ультразвука и открытие этого феномена в середине прошлого века, способы извлечения и приема ультразвука различными таксономическими группами рукокрылых, физические закономерности, лежащие в основе распространения ультразвуковых волн, характеристики возвращаемого эха и алгоритмы эхолокации у рукокрылых, эхолокационные взаимодействия между насекомоядными летучими мышами и ночными бабочками-совками, возможности ультразвукового мониторинга популяций рукокрылых.

Заключение. Включение ультразвукового мониторинга популяций рукокрылых в комплексные эколого-вирусологические исследования могло бы сформировать новую точку роста в системе обеспечения биологической безопасности, как на национальном, так и на глобальном уровнях.

Ключевые слова

Рукокрылые, *Chiroptera*, ультразвук, эхолокация, ультразвуковой мониторинг.

Echolocation of bats (Chiroptera Blumenbach, 1779) as an element of their ecological plasticity

Egor M. Shchelkanov¹, Stanislav S. Ukolov², Maria N. Dunaeva^{3,4}, Tatyana V. Moskvina^{3,4}, Igor A. Popov¹, Yury A. Belov^{3,4}, Nadezhda N. Kakareka⁴, Anna V. Ganzevich⁵, Valentina F. Tolkach⁴, Yury G. Volkov⁴, Irina V. Galkina³ and Mikhail Yu. Shchelkanov^{3,4,6,7*}

¹Moscow Institute of Physics and Technology, Dolgoprudny, Russia

²Ural Federal University, Ekaterinburg, Russia

³Far Eastern Federal University, Vladivostok, Russia

⁴Federal Scientific Centre of Eastern Asia Terrestrial Biodiversity, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok, Russia

⁵Ministry of Forestry and Fauna Protection, Primorsky Territory, Vladivostok, Russia

⁶National Scientific Centre of Marine Biology, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok, Russia

⁷G.P. Somov Institute of Epidemiology and Microbiology, Russian Federal Service for Surveillance of Consumer Rights Protection and Human Wellbeing (ROSTREBNADZOR), Vladivostok, Russia

Principal contact

Mikhail Yu. Shchelkanov, Doctor of Sciences in Biology; Chief, Laboratory of Virology, Federal Scientific Centre of East Asia Terrestrial Biodiversity, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences; 159/1 Stoletiya Vladivostoku Pr., Vladivostok, Russia 690022; Chief, Laboratory of Microorganism Ecology, International Scientific and Educational Centre for Biological Security, School of Biomedicine, Far Eastern Federal University; 8 Sukhanova St, Vladivostok, Russia 690091; Lead Researcher, Laboratory of Marine Mammals, National Scientific Centre of Marine Biology, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences; 17 Palchevskogo St, Vladivostok, Russia 690041; Head, G.P. Somov Institute of Epidemiology and Microbiology, Russian Federal Service for Surveillance of Consumer Rights Protection and Human Wellbeing (ROSTREBNADZOR); 1 Selskaya St, Vladivostok, Russia 690087.

Tel. +79245297109

Email adorob@mail.ru

ORCID <https://orcid.org/0000-0001-8610-7623>

How to cite this article

Shchelkanov E.M., Ukolov S.S., Dunaeva M.N., Moskvina T.V., Popov I.A., Belov Yu.A., Kakareka N.N., Ganzevich A.V., Tolkach V.F., Volkov Yu.G., Galkina I.V., Shchelkanov M.Yu. Echolocation of bats (Chiroptera Blumenbach, 1779) as an element of their ecological plasticity. *South of Russia: ecology, development*. 2020, vol. 15, no. 4, pp. 6-20. (In Russian) DOI: 10.18470/1992-1098-2020-4-6-20

Received 20 July 2020

Revised 31 August 2020

Accepted 12 September 2020

Abstract

Aim. The aim of this work was to briefly summarize the current understanding of the phenomenon of echolocation in the order of bats (Chiroptera Blumenbach, 1779).

Discussion. The paper discusses: the place of bats among other taxonomic groups of animals that have the ability of echolocation; the history of the discovery of "ear vision" in bats by L. Spallanzani in the 18th century; the first scientifically based assumptions regarding the use of ultrasound by bats and the discovery of this phenomenon in the middle of the last century; methods for emitting and receiving ultrasound by various taxonomic groups of bats; physical patterns underlying the propagation of ultrasonic waves; characteristics of the returned echo and algorithms for echolocation in bats; echolocation interactions between insectivorous bats and nocturnal moths and possibilities for ultrasonic monitoring of bat populations.

Conclusion. The inclusion of ultrasound monitoring of bat populations in integrated ecological and virological studies could form a new point of growth in systems to ensure biological security at both national and global levels.

Key Words

Bats, Chiroptera, ultrasound, echolocation, ultrasound monitoring.

ВВЕДЕНИЕ

Пандемия коронавирусного заболевания 2019 г. (COVID-19 – coronavirus disease 2019) ¹, этиологически связанная с коронавирусом тяжелого острого респираторного синдрома 2-го типа (SARS-CoV-2 – severe acute respiratory syndrome-related virus 2) (Nidovirales: Coronaviridae, *Betacoronavirus*, подрод *Sarbecovirus*) [1; 2], в очередной раз привлекла внимание к естественному резервуару этого природно-очагового вируса – представителям отряда рукокрылых (Chiroptera Blumenbach, 1779) [1; 3].

Смертельно опасные первичные вирусные пневмонии коронавирусной этиологии [4; 5], связанные с рукокрылыми, находятся в центре внимания эпидемиологов, начиная с 2002 г., когда в южных провинциях Китайской Народной Республики (КНР) был открыт коронавирус тяжелого острого респираторного синдрома (SARS-CoV – severe acute respiratory syndrome-related virus) (Nidovirales: Coronaviridae, *Betacoronavirus*, подрод *Sarbecovirus*) [6; 7]. Коронавирус ближневосточного респираторного синдрома (MERS-CoV – Middle East respiratory syndrome-related virus) (Nidovirales: Coronaviridae, *Betacoronavirus*, подрод *Merbecovirus*), впервые изолированный в 2012 г. в западной части Аравийского полуострова и вызывающий многочисленные завозные случаи по всему миру [8; 9], позволил сделать заключение о том, что особо опасные коронавирусы не являются эндемиками Юго-Восточной Азии. Современная пандемия, связанная с SARS-CoV-2 [1; 2], заставила повсеместно включить рукокрылых в плановые эколого-вирусологические исследования (ранее такие предложения [10] не получали поддержки), в силу необходимости, во-первых, идентифицировать новые вирусы, потенциально способные преодолеть межвидовой барьер и проникнуть в человеческую популяцию; во-вторых, изучить возможность формирования вторичных природных очагов SARS-CoV-2 вне естественных природных очагов на территории Юго-Восточной Азии.

В этих условиях большое значение для планирования полевых исследований и корректной реконструкции схем циркуляции вирусов в популяциях рукокрылых имеют их экологические характеристики. Одной из основных экологических особенностей этого уникального отряда млекопитающих – помимо способности к активному полёту – является способность к эхолокации. Данные, накопившиеся при изучении этого феномена за последние пару десятилетий, и колоссальный прогресс в цифровых технологиях обработки сигналов позволяют вывести изучение динамики популяций рукокрылых на качественно новый уровень.

ОБСУЖДЕНИЕ

Животные, использующие эхолокацию, по крайней мере, часть жизни проводят в темноте или полумраке: например, обитают под землей или в воде, занывая на глубину или к мутному придонному

слою; активны в сумерках или ночью; используют в качестве убежищ норы или пещеры. Способность к эхолокации в настоящее время описана для рукокрылых [11-13], китообразных (Cetacea Brisson, 1762) [12; 14], настоящих (Phocidae Gray, 1821) и ушастых (Otariidae Gray, 1825) тюленей [13; 14], землеройковых (Soricidae Fischer G., 1817) [13; 15], тенреков (Tenrecidae Gray, 1821) [16], гуахаро (*Steatornis caripensis* Humboldt, 1817) и саланганов (*Collocalia* Gray J.E., 1840) [17], ночных бабочек-совок (Noctuidae Latreille, 1809) [18; 19]. Вероятнее всего, этот список будет расширяться, однако рукокрылые являются, во-первых, наиболее умелыми «эхолокаторами», а во-вторых именно на примере этих животных был впервые описан эффект эхолокации, который в настоящее время используется во многих технических устройствах.

Суть эхолокации заключается в установлении положения и движения объекта на основании анализа характеристик отраженных от него звуковых сигналов – их задержки и/или доплеровского смещения частоты (рис. 1). Разумеется, мозг животных получает необходимую информацию не на основании вычислений, а рефлекторно, однако является этот навык врожденным или приобретаемым до сих пор не вполне ясно.

Открытие роли слуха для ориентации рукокрылых в темноте было сделано в XVIII веке, однако потребовалось ещё почти два столетия, чтобы прояснить детали этого механизма. Но даже сегодня алгоритмы использования эхолокации этими животными изучены далеко не полностью.

Первым, кто установил, что ориентация рукокрылых в темноте связана со слухом, а не с повышенной фоточувствительностью глаз, был итальянский физик и натуралист Ладзаро Спалланцани (1729-1799): летучие мыши, лишённые возможности использовать зрение, через несколько суток имели столь же наполненный насекомыми желудок, как и их зрячие сородичи, а вот с плотно залепленными ушами летучие мыши становились в темноте полностью беспомощными [20]. Спалланцаниевское «ушное зрение» рукокрылых было воспринято современниками учёного скептически и вызвало многочисленные насмешки.

Физически обоснованная гипотеза о механизме эхолокации рукокрылых была впервые сформулирована Хайремом Стивенсом Максимом (1840-1916) – гениальным английским инженером, изобретателем бездымного пороха, скорострельного пулемёта, электрической лампочки (параллельно с А.Н. Лодыгиным и Т.А. Эдисоном), усовершенствованной мышеловки, щипцов для завивки волос и многого другого. После знаменитого крушения «Титаника» в 1912 г. Х.С. Максим решил разработать сигнальное устройство для предотвращения столкновений судов с айсбергами, выбрав в качестве модели для подражания летучих мышей, впечатлившись их способностью не наткнуться на препятствия даже в полной темноте. Идея эхолокации Х.С. Максима

¹ Пандемия COVID-19 официально объявлена Всемирной организацией здравоохранения (ВОЗ) 11.03.2020 [1; 2].

была верной, хотя он ошибочно полагал, что летучие мыши используют звуковые волны с частотой

$f = 10 - 15 \text{ Гц}$, источником которых являются движения крыльев во время полёта [21].

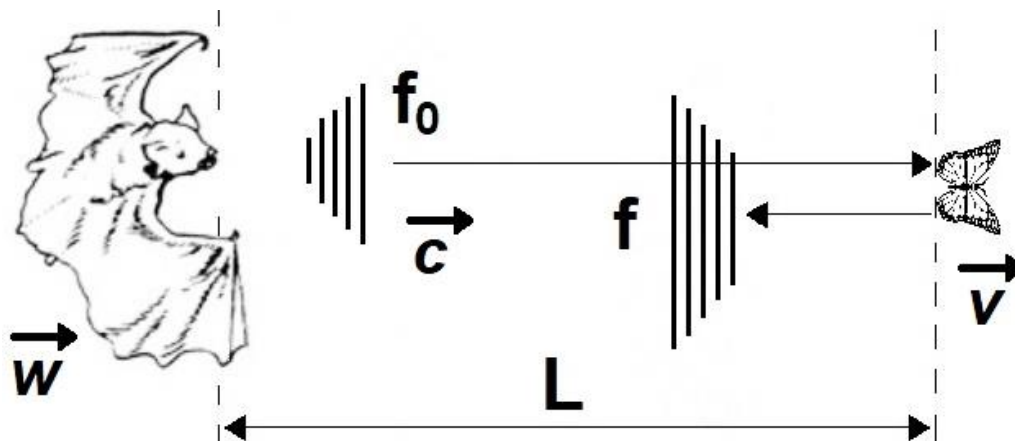


Рисунок 1. Принципы эхолокации: определение расстояния (L) до препятствия по задержке отражённого сигнала (см. (8)) и / или определение скорости объекта по доплеровскому смещению частоты отражённого сигнала (f) по сравнению с частотой испущенного сигнала (f_0) (см. (19)).

Figure 1. Principles of echolocation: determining the distance (L) to the obstacle by the delay of the reflected signal (see (8)) and / or determining the speed of the object by the Doppler shift of the frequency of the reflected signal (f) compared to the frequency of the emitted signal (f_0) (see (19)).

Гипотеза об использовании рукокрылыми ультразвука для ориентирования в пространстве была впервые сформулирована английским нейрофизиологом Гамильтоном Хартриджем (1886-1976) в 1920 г. [22]. В 1938 г. американские биофизики Джордж Пирс (1872-1956), Роберт Галамбос (1914-2010) и Дональд Гриффин (1915-2003), работавшие тогда в Гарвардском университете, с помощью специальной акустической аппаратуры доказали наличие у летучих мышей эхолокации на частотах $f = 30 - 120 \text{ кГц}$, превышающих диапазон слышимости человеческого уха ($f = 20 \text{ Гц} - 20 \text{ кГц}$) [11; 23; 24].

Способы извлечения ультразвука различаются у различных таксономических групп рукокрылых.

Развитие эхолокационных способностей наложило свой отпечаток и на строение гортани представителей подотряда летучих мышей (Microchiroptera Dobson, 1875), которая имеет непропорционально большие размеры, окостенение и частичное слияние структур гортани, мощное развитие мускулатуры, высокий уровень подвижности крикотириеонидной связки и надгортанного хряща [25]. Гладконосые летучие мыши (*Vespertilionidae* Gray, 1821) испускают ультразвуковые сигналы через ротовую полость, а подковоносые летучие мыши (*Rhinolophidae* Gray, 1825) – через нос, что находит своё отражение не только в форме носа и наличии характерных околоносовых кожных складок у подковоносых, но и в топологии полости носа, и в микроструктуре слизистых [26-28].

По имеющимся данным, представители подотряда крыланов (*Megachiroptera* Dobson, 1875) в большинстве своём вообще не используют ультразвуковую эхолокацию: исключение составляют лишь

летучие собаки (*Rousettus* Gray, 1821), макрогlossусы (*Macroglossus* Cuvier F., 1824) и циноптерусы (*Cynopterus* Cuvier F., 1824), которые производят пощёлкивания либо основанием языка, либо с помощью крыльев (вероятнее всего – костями запястья) [29; 30]. При этом используемые крыланами частоты составляют $f = 10 - 70 \text{ кГц}$, что намного превосходит значения, которые согласно гипотезе Х.С. Максима извлекают с помощью крыльев рукокрылые [21]. Самцы некоторых видов крыланов – например, молотоголовых крыланов (*Hypsignathus monstrosus* Allen H., 1861) – имеют гипертрофированные щитовидный и перстневидный хрящи (настолько мощные, что серьёзно поджимают другие внутренние органы), а по бокам глотки имеются выходы в носоглотку, которые соединены с усиливающими звук резонаторными камерами – однако они не используют глотку для извлечения ультразвуковых сигналов, а всего лишь издают громкие «трели» во время брачного «токования» [31].

Физические закономерности, лежащие в основе распространения ультразвуковых волн, позволяют выявить ряд преимуществ их использования для эхолокации.

Скорость звука c в идеальном газе не зависит от частоты звуковых волн и определяется исключительно термодинамическими свойствами газа [32]:

$$c = \sqrt{\frac{RT\gamma}{\mu}}, \quad (1)$$

где $R \approx 8,31 \text{ Дж/(моль} \cdot \text{К)}$ – универсальная газовая постоянная; T – абсолютная температура; $\gamma = C_P/C_V \approx 1,4$ – адиабатическая постоянная

воздуха (C_p – изобарическая теплоёмкость, C_v – изохорическая теплоёмкость); $\mu \approx 28,8 \text{ г/моль}$ – молярная масса воздуха². Учитывая взаимосвязь между скоростью звука (c), длиной звуковой волны (λ) и частотой (f)

$$c = \lambda \cdot f, \quad (2)$$

с увеличением частоты уменьшается длина волны: при $f = 15 \text{ ГГц}$ (частота «Максимовской гипотезы», ниже предела слышимости человеческого уха) длина волны в воздухе составляет $\lambda \approx 22,9 \text{ м}$; при $f = 440 \text{ ГГц}$ (нота «Ля» первой октавы) $\lambda \approx 78 \text{ см}$; при $f = 20 \text{ кГц}$ (верхний предел слышимости человеческого уха) $\lambda \approx 1,7 \text{ см}$; при $f = 30 \text{ кГц}$ и $f = 120 \text{ кГц}$ (в пределах которых чаще всего работают «эхолокаторы» рукокрылых) $\lambda \approx 1,1 \text{ см}$ и $\lambda \approx 3 \text{ мм}$.

Акустическим волнам подобно всем другим волновым процессам присуще явление дифракции – огибания препятствий без отражения, размеры которых меньше длины волны. Поэтому чем меньше длина звуковой волны (выше частота), тем более детализированное представление об окружающих предметах можно получить с помощью эхолокации. Эксперименты показывают, что разрешающая способность эхолокатора летучих мышей составляет величину порядка 1 мм [33].

Второе преимущество при использовании ультразвука заключается в возможности посылать импульсы направленными пучками. Когда размер источника акустических волн (s) меньше длины волны (λ), т.е. $s < \lambda$, волны представляют собой вложенные поверхности. В идеале, когда $s \ll \lambda$, и источник можно считать материальной точкой, акустические волны представляют собой концентрические сферы (рис. 2.А). Например, человеческая речь укладывается в диапазон $f = 80\text{--}300 \text{ Гц}$, т.е. $\lambda = 1,1\text{--}4,3 \text{ м}$, что значительно превышает длину голосовых связок ($s = 10\text{--}30 \text{ мм}$). Вот почему слышать голос собеседника можно, даже находясь у него за спиной (такая особенность генерирования звуков важна для стадных животных, к каковым относится и *Homo sapiens sapiens* L., 1758). В случае $s \sim \lambda$ звуковые волны посылаются в форме уплощённого фронта (рис. 2.Б), который можно превратить в узконаправленные пучки.

Ультразвук, издаваемый летучими мышами в процессе эхолокации, укладывается в диапазон $f = 30\text{--}80 \text{ кГц}$, $\lambda = 4\text{--}11 \text{ мм}$, что сопоставимо с размерами источника звуковых волн ($s = 2\text{--}8 \text{ мм}$) (см. рис. 3). Здесь уместно напомнить (см. выше), что гортань у летучих мышей сильно увеличена [25] – это отмечали исследователи ещё задолго до открытия эхолокации. Формированию направленности ультразвуковых сигналов служит своеобразный «рупор», образованный губами или носовыми складками. Для

крыланов – тех из них, которые обладают способностью издавать ультразвуки пощёлкиванием либо основанием языка, либо костями запястья: $f = 10\text{--}70 \text{ кГц}$, $\lambda = 5\text{--}34 \text{ мм}$. В этом случае тоже $s \sim \lambda$. Направленные звуковые сигналы позволяют точнее позиционировать объекты, от которых происходит отражение³. Кроме того, направленные пучки позволяют эффективнее использовать для ориентации явление реверберации – последовательного уменьшения интенсивности звука при его многократных отражениях.

Коэффициент затухания звуковой волны прямо пропорционален квадрату её частоты, поэтому ультразвук быстро затухает. В этом заключается его третье преимущество для эхолокации на небольшие расстояния (не более 40 м; насекомых летучие мыши засекают за 3–5 м) – отсутствуют лишние, создающие помехи, отражательные сигналы. Вместе с тем, рукокрылым приходится поддерживать очень высокую громкость⁴ ультразвука: 60–140 дБ.

Ультразвук эффективно поглощается шёрстным покровом, в том числе – волосами человека. По этой причине летучие мыши часто врезаются в голову человека в погоне за вьющимися вокруг него насекомыми, что может закончиться оцарапыванием, ослонением и заражением человека вирусами, содержащимися в слюне [34; 35].

Характеристики возвращаемого эха проще всего начать анализировать с времени его возвращения после испускания (обозначим его T), при условии, что скорость рукокрылого равна w , скорость бабочки v , расстояние между ними L , скорость звука c (рис. 1).

Рассмотрим задачу с точки зрения рукокрылого, привязав к нему систему координат (начало отсчёта совпадает с рукокрылым, координатная ось направлена в сторону преследуемой бабочки – см. рис. 1). Введём дополнительные обозначения: T_D – время, за которое звуковой сигнал достигает бабочки; T_R – время, за которое отражённый сигнал возвращается к источнику. Разумеется,

$$T_D + T_R = T. \quad (3)$$

В выбранной системе координат рукокрылое покоится, скорость бабочки равна $(v - w)$, скорость звука равна $(c - w)$, откуда T_D определяется из уравнения:

$$(c - w) \cdot T_D = L + (v - w) \cdot T_D. \quad (4)$$

² В частности, при $T = 20^\circ\text{C} = 293 \text{ K}$ с помощью формулы (1) получаем следующее значение скорости звука в воздухе:

$$c \approx \sqrt{\frac{1831 \cdot 293 \cdot 1,4}{28,8}} \cdot \sqrt{\frac{10^3 \text{ Н/м}^2}{\text{моль} \cdot \text{К}}} \approx \sqrt{118,36} \cdot \sqrt{\frac{1000 \text{ м}^2}{\text{сек}^2}} \approx 344 \text{ м/сек}$$

³ Очень часто в популярной литературе ультразвуковые волны, испускаемые летучими мышами, ошибочно изображают в форме фрагментов концентрически расходящихся окружностей. Направленные пучки испускаемых этими животными сигналов правильнее изображать в форме уплощённых фронтов (рис. 1, 2).

⁴ Для сравнения: болевой порог для человеческого уха в пределах его слышимости 120 дБ.

Для отражённого сигнала относительная скорость составляет $(c + w)$:

$$L + (v - w) \cdot \tau_D - (c + w) \cdot \tau_R = 0. \quad (5)$$

Система трёх уравнений (3), (4), (5) содержит три переменные (τ_D , τ_R , τ) и позволяет найти τ в явном виде:

$$\tau_D = \frac{L}{c - v}. \quad (6)$$

$$\tau_R = \frac{L(c - w)}{(c + w)(c - v)}. \quad (7)$$

$$\tau = \frac{2cL}{(c + w)(c - v)}. \quad (8)$$

С точки зрения бабочки – если связать с ней систему координат (поместить ее в начало координат, а ось направить от рукокрылого в сторону бабочки):

$$\begin{cases} -L + (c - v) \cdot \tau_D = 0 \\ -(c + v) \cdot \tau_R = -L + (w - v) \cdot \tau_D + (w - v) \cdot \tau_R \\ \tau_D + \tau_R = \tau \end{cases} \quad (9)$$

С точки зрения стороннего неподвижно стоящего на земле наблюдателя (если направить ось координат от рукокрылого в сторону бабочки, а начало координат выбрать посередине отрезка,

соединяющего рукокрылого и бабочку в начальный момент времени):

$$\begin{cases} -\frac{L}{2} + c\tau_D = \frac{L}{2} + v\tau_D \\ \frac{L}{2} + v\tau_D - c\tau_R = -\frac{L}{2} + \omega(\tau_D + \tau_R) \\ \tau_D + \tau_R = \tau \end{cases} \quad (10)$$

Легко видеть, что выражения (6), (7), (8) являются решением и системы (9), и системы (10).

Искомую формулу (8) можно упростить, учитывая, что

$$v < w \ll c \quad (11)$$

Левая часть неравенства (11) вполне очевидна, поскольку является необходимым условием поимки насекомых, которыми питается большинство видов летучих мышей и некоторые виды крыланов. Правая часть (11) подтверждается экспериментальными данными [33; 36; 37] (табл. 1). С учётом (11) выражение (8) принимает вид:

$$\tau \approx \frac{2L}{c}. \quad (12)$$

В том случае, когда хищник и жертва неподвижны, (12) становится точной и вполне тривиальной.

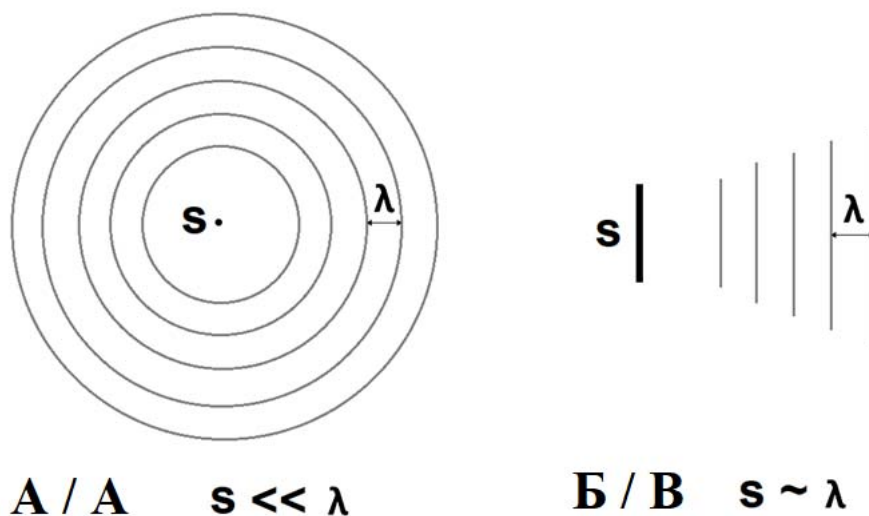


Рисунок 2. Форма звуковой волны при различных соотношениях характерного размера излучателя (s) и длины волны (λ): **А** – случай $s \ll \lambda$; **Б** – случай $s \sim \lambda$

Figure 2. Shape of sound wave at different ratios of the characteristic size of the emitter (s) and the wavelength (λ): **A** – the case of $s \ll \lambda$; **B** – the case of $s \sim \lambda$

Выведем теперь формулу для доплеровского изменения частот отражённого сигнала (f) по сравнению с испущенным сигналом (f_0) для нашего случая (рис. 1) с помощью формулы (8). Начнём отсчитывать время от начала испускания звука на частоте f_0 и выделим в серии звуковых волн i -ую и $(i + 1)$ -ую; пусть τ_i и τ_{i+1} – время возвращения эха этих

волн после отражения от бабочки. Если представить, что хищник и жертва покоятся ($w = v = 0$), то:

$$\tau_i = \frac{i - 1}{f_0} + \frac{2L}{c}; \quad (13)$$

$$\tau_{i+1} = \frac{i}{f_0} + \frac{2L}{c}; \quad (14)$$

$$\frac{1}{f} - \tau_{t+1} - \tau_t = \frac{i}{f_0} + \frac{2L}{c} - \frac{i-1}{f_0} - \frac{2L}{c} - \frac{1}{f_0} \quad (15)$$

т.е. частоты испущенного сигнала и возвратившегося эха равны. Рассмотрим теперь случай, когда $w \neq 0$, $v \neq 0$, и необходимо использовать формулу (8), учтя, что за время $1/f_0$, прошедшее между испусканием двух соседних звуковых волн, расстояние между хищником и жертвой изменилось на $(v-w)/f_0$, т.е.

$$\tau_t = \frac{i-1}{f_0} + \frac{2cL}{(c+w)(c-v)}; \quad (16)$$

$$\tau_{t+1} = \frac{i}{f_0} + \frac{2c\left(L + \frac{v-w}{f_0}\right)}{(c+w)(c-v)}; \quad (17)$$

$$\frac{1}{f} = \tau_{t+1} - \tau_t = \frac{1}{f_0} - \frac{2c(w-v)}{f_0(c+w)(c-v)} \quad (18)$$

откуда

$$f = f_0 \cdot \frac{(c+w)(c-v)}{(c-w)(c+v)} \quad (19)$$

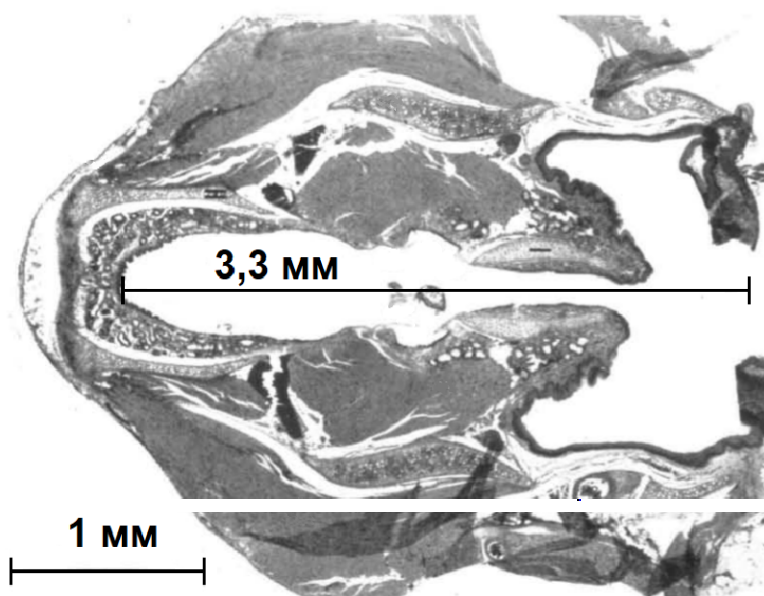


Рисунок 3. Разрез гортани большого бурого кожана (*Eptesicus fuscus* Beauvois, 1796) (по данным [25])

Figure 3. Section of larynx of the big brown bat (*Eptesicus fuscus* Beauvois, 1796) (according to [25])

Таблица 1. Характерные скорости полёта некоторых видов летучих мышей [33; 37-39]

Table 1. Characteristic flight speeds of some bat species [33; 37-39]

Вид рукокрылых Bat species	Семейство Family	Скорость / Speed	
		км/ч km/h	м/сек m/sec
Обыкновенный, или бурый, ушан (<i>Plecotus auritus</i> L., 1758)	<i>Vespertilionidae</i> Gray, 1821	15	4,2
Пальмовый, или соломенноцветный, крылан (<i>Eidolon helvum</i> Kerr, 1792)	<i>Pteropodidae</i> Gray, 1821	15	4,2
Большая, или серая, ночница (<i>Myotis myotis</i> Borkhausen, 1797)	<i>Vespertilionidae</i> Gray, 1821	20	5,6
Рыжая вечерница (<i>Nyctalus noctula</i> Schreber, 1774)	<i>Vespertilionidae</i> Gray, 1821	50	13,9
Большой бурый кожан (<i>Eptesicus fuscus</i> Beauvois, 1796)	<i>Vespertilionidae</i> Gray, 1821	60	16,7
Обыкновенный длиннокрыл (<i>Miniopterus schreibersii</i> Kuhl, 1817)	<i>Vespertilionidae</i> Gray, 1821	70	19,4
Бразильский складчатогуб ⁵ (<i>Tadarida brasiliensis</i> Geoffroy I., 1824)	<i>Molossidae</i> Gervais, 1856	100	27,8

⁵ Согласно данным [38], пиковые скорости этого вида летучих мышей могут достигать 44,5 м/сек, или 160,2 км/ч, что выводит его на первое место среди всех животных по горизонтальной скорости перемещения, обходя по этому показателю чёрного стрижа (*Apus apus* L., 1758) (120 км/ч).

При условии (11), выражение (19) можно упростить:

$$\frac{f}{f_0} = \frac{\left(1 + \frac{w}{c}\right)\left(1 - \frac{v}{c}\right)}{\left(1 - \frac{w}{c}\right)\left(1 + \frac{v}{c}\right)} = \left(1 + 2\frac{w}{c} + o\left(\frac{w}{c}\right)\right)\left(1 - 2\frac{v}{c} + o\left(\frac{v}{c}\right)\right) \approx 1 + 2\frac{w-v}{c} \quad (20)$$

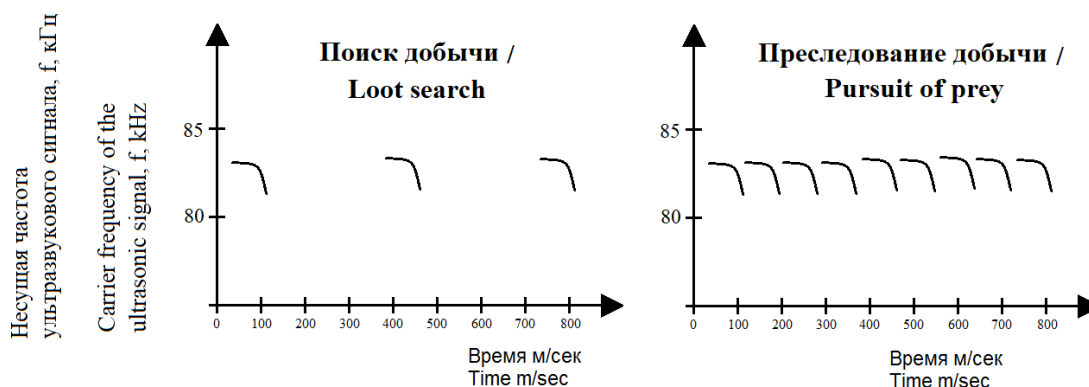
Таким образом, если хищник имеет шанс догнать жертву (левая часть (11) выполняется), то частота возвратившегося эха выше частоты испущенного сигнала, и наоборот.

Алгоритмы использования эхолокации рукокрылыми в настоящее время выяснены лишь на уровне общих принципов [11-13; 24; 33; 36] и нуждаются в дальнейшей верификации по отношению к конкретным таксономическим группам.

Ультразвуковые импульсы излучаются с частотой $F = 5 - 15 \text{ сек}^{-1}$ (примерно по одному на

каждый взмах)⁶. Длительность импульсов обычно не превышает 30 м/сек (в подавляющем большинстве случаев 5-10 м/сек; у подковоносов *Rhinolophus Lapede*, 1799 может достигать 70 м/сек), а их частотное наполнение зависит от вида животного и может изменяться (чаще всего в конце импульса частота падает на 10-20 кГц). Приближаясь к добыче или препятствию, животное увеличивает частоту посылаемых импульсов (у некоторых видов – до 200 сек⁻¹), что часто сопровождается некоторым сокращением их продолжительности (рис. 4).

Rhinolophus ferrumequinum



Pipistrellus pipistrellus



Рисунок 4. Сонограмма (распределение посылаемых звуковых импульсов по времени и частоте) большого подковоноса (*Rhinolophus ferrumequinum* Schreber, 1774) [33] и нетопыря-карлика (*Pipistrellus pipistrellus* Schreber, 1774) [36]

Figure 4. Sonogram (time and frequency distribution of emitted sound pulses) of the greater horseshoe bat (*Rhinolophus ferrumequinum* Schreber, 1774) [33] and common pipistrelle (*Pipistrellus pipistrellus* Schreber, 1774) [36]

⁶ Не следует путать частоту испускания импульсов F и несущую частоту ультразвука f внутри каждого импульса.

Ушные раковины рукокрылых как приёмники отражённых ультразвуковых сигналов обладают значительным разнообразием [37; 39]. Это объясняется большим количеством схем использования ультразвука для эхолокации у представителей различных видов, а также значительным влиянием ушных раковин на аэродинамические свойства животного.

Строение ушных раковин рукокрылых представлено на рис. 5. Понятно, что строение ушных раковин тех таксонов, которые используют эхолокацию, подчинено задаче обработке отражённых звуковых волн. Эта задача представляется даже более важной, нежели даже оптимизация аэродинамических свойств. Например, ушаны (*Plecotus* Geoffroy E., 1818) вынуждены не только учитывать заметную парусность ушных раковин во время полёта, но и специальным образом укладывать их за спину на отдыхе [39]. При этом ушаны с их выдающимися ушными раковинами имеют относительно невысокие скорости полёта; и наоборот – длиннокрылы (*Miniopterus* Bonaparte, 1837), демонстрирующие высокие скорости, обладают небольшими ушными раковинами (табл. 1).

Отчётливо выделяющийся у многих таксонов гребешок ушной раковины (рис. 5), по-видимому, играет роль настраиваемой акустической линзы Френеля, позволяющий сузить волновой пучок,

направляемый в ушной проход, а козелок и противокозелок выступают в качестве дополнительных отражающих элементов [40] (рис. 6).

Эхолокационные взаимодействия между насекомоядными летучими мышами и ночными бабочками-совками, которые тоже способны ориентироваться с помощью эхолокации (а, следовательно – воспринимать ультразвуковые сигналы) носят сложный характер и отчасти воспроизводят взаимодействия современных систем вооружения, снабженных радиолокационными установками. При этом насекомые находятся в более выигрышном положении, поскольку для реагирования им достаточно услышать испускаемый сигнал, который распространяется на 20-40 м, а летучим мышам необходимо уловить и настроиться на поимку насекомого (что обычно происходит с расстояния 3-5 м). Разные виды совков, услышав ультразвуковые сигналы летучих мышей, реагируют либо складыванием крыльев и падением на землю, либо сложными манёврами, а некоторые несъедобные виды даже подают ответные сигналы, свидетельствующие о том, что их не следует употреблять в пищу. Однако собственная система эхолокации может, в свою очередь, выдать местоположение бабочки и нацелить на себя хищника [41].

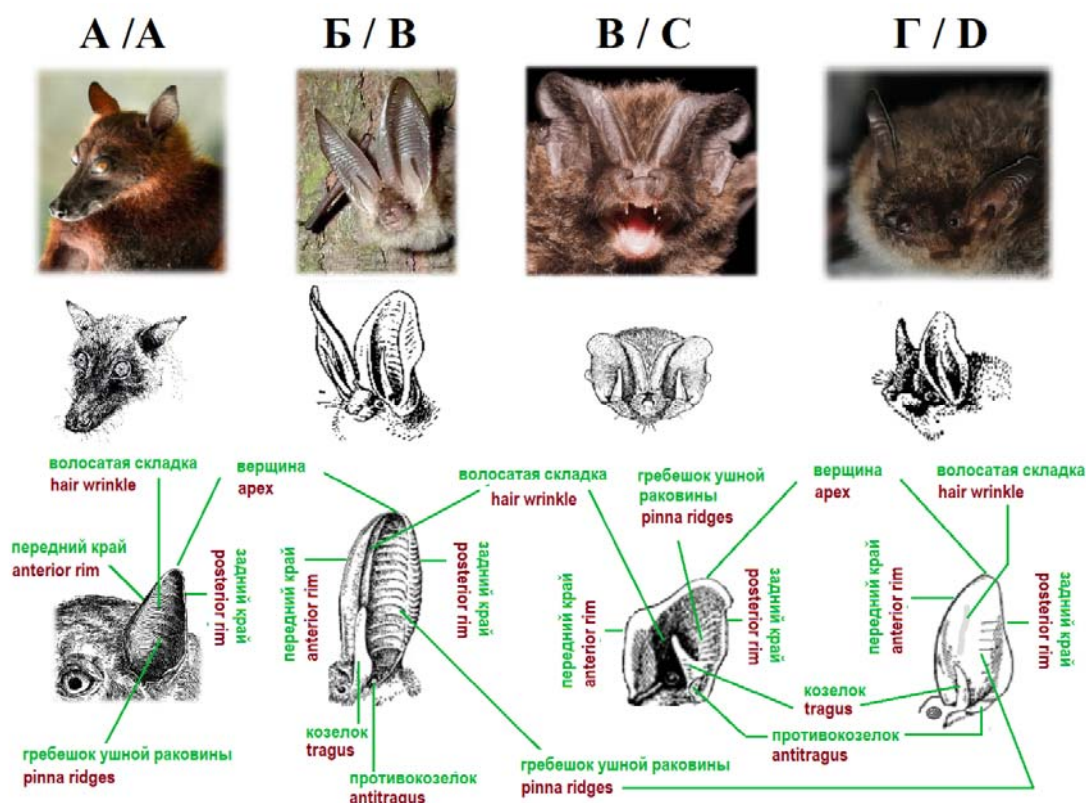


Рисунок 5. Элементы ушной раковины рукокрылых: А – гигантская летучая лисица, или калонг (*Pteropus vampyrus* L., 1758); Б – обыкновенный, или бурый, ушан (*Plecotus auritus* L., 1758); В – европейская широкоушка (*Barbastella barbastellus* Schreber, 1774); Г – прудовая ночница (*Myotis dasycneme* Boie, 1825)
Figure 5. Elements of the ear shell of bats: А – the greater flying fox or kalong (*Pteropus vampyrus* L., 1758); Б – common or brown long-eared bat (*Plecotus auritus* L., 1758); В – western barbastelle (*Barbastella barbastellus* Schreber, 1774); Д – pond bat (*Myotis dasycneme* Boie, 1825)

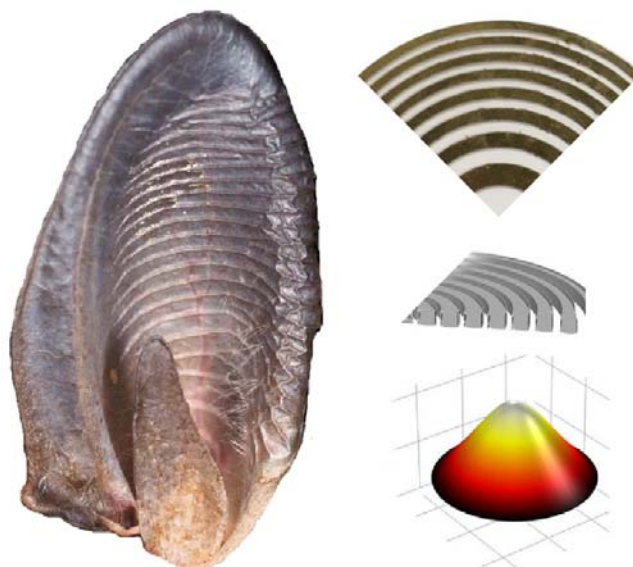


Рисунок 6. Подобие складок гребешка ушной раковины рукокрылых и валиков акустической линзы Френеля
Figure 6. Similarity of ridges of the pinna of a bat's ear and the rings of an acoustic Fresnel acoustic lens

Ультразвуковой мониторинг популяций рукокрылых основывается на анализе их эхолокационных сигналов, различиях в форме этих сигналов (рис. 4) и возможностях современной цифровой аппаратуры обработки акустических данных. Это направление исследований, активно развивающееся с конца прошлого века, позволяет надежно оценить видовое разнообразие и плотность популяций рукокрылых в период их активности на конкретной территории [36; 42; 43]. Более того, информация о популяционных характеристиках летучих мышей может быть использована как индикатор качества окружающей среды [44].

Практическое использование технологии ультразвукового мониторинга нуждается в стандартных библиотеках референтных сигналов. В настоящее время в рамках международной программы глобального мониторинга распространения рукокрылых iBats (Indicator Bats Program) на регулярной основе пополняется база данных ультразвуковых сигналов [45]. Уже сейчас становится понятно, что эти сигналы могут различаться не только в зависимости от вида рукокрылых, но и иметь географические и межпопуляционные особенности, что требует тонкой настройки технологий распознавания – например, на основе нейронных сетей [46]. В Российской Федерации подобного рода исследования проводятся в европейской части страны [43; 44], но их масштаб на территории Северной Азии сегодня совершенно недостаточен.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Способность к эхолокации, которая обеспечивается серьёзными морфофункциональными перестройками гортани и слухового аппарата, представляет собой важный элемент повышения экологической пластичности рукокрылых. Испускаемые ультразвуковые сигналы обладают видовой и индивидуальной специфичностью, а также изменяются в зависи-

мости от типа активности животного. Этот феномен может быть использован для оценки популяционных характеристик рукокрылых. Включение ультразвукового мониторинга в комплексные эколого-вирусологические исследования могло бы сформировать новую точку роста в системе обеспечения биологической безопасности, как на национальном, так и на глобальном уровне.

БЛАГОДАРНОСТЬ

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ 20-04-60212 «Комплексный эколого-вирусологический мониторинг коронавирусов в экосистемах Дальнего Востока» и государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (соглашение № 075-00337-20-02, проект № 0714-2020-0006).

ACKNOWLEDGMENT

This work was supported by RFBR grant 20-04-60212 "Integrated ecological and virological monitoring of coronaviruses in the ecosystems of the Far East" and State Assignment of the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation (agreement No. 075-00337-20-02, project No. 0714-2020-0006).

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Щелканов М.Ю., Попова А.Ю., Дедков В.Г., Акимкин В.Г., Малеев В.В. История изучения и современная классификация коронавирусов (Nidovirales: Coronaviridae) // Инфекция и иммунитет. 2020. Т. 10. N 2. С. 221-246. DOI: 10.15789/2220-7619-HOI-1412
2. Щелканов М.Ю., Колобухина Л.В., Бургасова О.А., Кружкова И.С., Малеев В.В. COVID-19: этиология, клиника, лечение // Инфекция и иммунитет. 2020. Т. 10. N 3. С. 421-445. DOI: 10.15789/2220-7619-CEC-1473

3. Шестопапов А.М., Кононова Ю.В., Гаджиев А.А., Гуляева М.А., Васфи М.М., Алексеев А.Ю., Джамалутдинов Д.М., Щелканов М.Ю. Биоразнообразие и эпидемический потенциал коронавируса (Nidovirales: Coronaviridae) рукокрылых // Юг России: экология, развитие. 2020. Т. 15. N 2. С. 17-34. DOI: 10.18470/1992-1098-2020-2-17-34
4. Никифоров В.В., Колобухина Л.В., Сметанина С.В., Мазанкова Л.Н., Плавунцов Н.Ф., Щелканов М.Ю., Суранова Т.Г., Шахмарданов М.З., Бургасова О.А., Кардонова Е.В., Базарова М.В., Антипат Н.А., Серова М.А., Орлова Н.В., Забозлаев Ф.Г., Кружкова И.С., Кадышев В.А. Новая коронавирусная инфекция (COVID-19): этиология, эпидемиология, клиника, диагностика, лечение и профилактика. Учебно-методическое пособие. Москва: Департамент здравоохранения города Москвы, 2020. 71 с.
5. Грибова В.В., Окунь Д.Б., Шалфеева Е.А., Щеглов Б.О., Щелканов М.Ю. Облачный сервис для дифференциальной клинической диагностики острых респираторных вирусных заболеваний (в том числе – связанных с особо опасными коронавирусами) методами искусственного интеллекта // Якутский медицинский журнал. 2020. N 2. С. 44-47. DOI: 10.25789/УМЖ.2020.70.13
6. Чучалин А.Г. Тяжёлый острый респираторный синдром // Терапевтический архив. 2004. N 3. С. 5-11.
7. Щелканов М.Ю., Колобухина Л.В., Львов Д.К. Коронавирусы человека (Nidovirales, Coronaviridae): возросший уровень эпидемической опасности // Лечащий врач. 2013. N 10. С. 49-54.
8. Щелканов М.Ю., Ананьев В.Ю., Кузнецов В.В., Шуматов В.Б. Ближневосточный респираторный синдром: когда вспыхнет тлеющий очаг? // Тихоокеанский медицинский журнал. 2015. N 2. С. 94-98.
9. Щелканов М.Ю., Ананьев В.Ю., Кузнецов В.В., Шуматов В.Б. Эпидемическая вспышка Ближневосточного респираторного синдрома в Республике Корея (май-июль 2015 г.): причины, динамика, выводы // Тихоокеанский медицинский журнал. 2015. N 3. С. 25-29.
10. Щелканов М.Ю., Львов Д.К. Новый субтип вируса гриппа А от летучих мышей и новые задачи эколого-вирусологического мониторинга // Вопросы вирусологии. 2012. Приложение 1. С. 159-168.
11. Griffin D.R. Echolocation by blind men, bats and radar // Science. 1944. V. 100. N 2609. P. 589-590. DOI: 10.1126/science.100.2609.589
12. Айрапетьянц Э.Ш., Константинов А.И. Эхолокация в природе. Ленинград: Наука, 1974. 513 с.
13. Константинов А.И., Мовчан В.Н. Звуки в жизни зверей. Ленинград: Издательство Ленинградского университета, 1985. 304 с.
14. Сергеев Б.Ф. Живые локаторы океана. Ленинград: Гидрометеиздат, 1980. 152 с.
15. Gould E., Negus N.C., Novick A. Evidence for echolocation in shrews // Journal of Experimental Zoology. 1964. V. 156. P. 19-37. DOI: 10.1002/jez.1401560103
16. Gould E. Evidence for echolocation in the Tenrecidae of Madagascar // Proceedings of the American Philosophical Society. 1965. V. 109. P. 352-360.
17. Brinklov S., Fenton M.B., Ratcliffe J.M. Echolocation in oilbirds and swiftlets // Frontiers in physiology. 2013. N 4. P. 123. DOI: 10.3389/fphys.2013.00123
18. Лапшин Д.Н. Эхолокационная система ночных бабочек (Lepidoptera, Noctuidae) // Энтомологическое обозрение. 1999. Т. LXXVIII. N 1. С. 22-39.
19. Лапшин Д.Н. Эхолокационная система бабочек. М.: Наука, 2005. 206 с.
20. Spallanzani L. Lettere sopra il sospetto di un nuovo senso nei pipistrelli. Torino, Stamperia Reale, 1794.
21. Maxim H. The sixth sense of the bats. Sir Hiram's contention. The possible prevention of sea collisions // Scientific American. 1912. V. 7. Supplement. P. 148-150.
22. Hartridge H. The avoidance of objects by bats in their flight // Journal of Physiology. 1920. V. 54. P. 54-57.
23. Pierce G.W., Griffin D.R. Experimental determination of supersonic notes emitted by bats // Journal of Mammals. 1938. V. 19. P. 454-455.
24. Гриффин Д. Эхо в жизни людей и животных. Москва: Государственное издательство физико-математической литературы, 1961. 110 с.
25. Suthers R.A., Hartley D.J., Wenstrup J.J. The acoustic role of tracheal chambers and nasal cavities in the production of sonar pulses by the horseshoe bat, *Rhinolophus hildebrandti* // Journal of Comparative Physiology. A: Sensory, Neural, and Behavioral Physiology. 1988. V. 162. P. 799-813. DOI: 10.1007/BF00610969
26. Korad V.S., Joshi P.V. Studies on naso-laryngeal region in Schneider's leaf-nosed bat, *Hipposideros speoris* (Schneider, 1800). Part 1: Anatomy // Journal of Animal Morphology and Physiology. 1998. V. 45. N 1-2. P. 44-55.
27. Ковалёва И.М., Тараборкин Л.А. Адаптивная радиация и эволюция рукокрылых (Chiroptera) в свете эколого-этологической концепции (обзор) // Труды Зоологического музея МГУ им. М.В. Ломоносова. 2016. Т. 38. С. 298-349.
28. Curtis A.A., Simmons N.B. Unique Turbinal Morphology in Horseshoe Bats (Chiroptera: Rhinolophidae) // Anatomical Record (Hoboken). 2017. V. 300. N 2. P. 309-325. DOI: 10.1002/ar.23516
29. Boonman A., Bumrungsri S., Yovel Y. Nonecholocating fruit bats produce biosonar clicks with their wings // Current Biology. 2014. V. 24. P. 2962-2967. DOI: 10.1016/j.cub.2014.10.077
30. Holland R.A., Waters D.A., Rayner J.M.V. Echolocation signal structure in the Megachiropteran bat *Rousettus aegyptiacus* Geoffroy, 1810 // Journal of Experimental Biology. 2004. V. 207. P. 4361-4369. DOI: 10.1242/jeb.01288
31. Mammals of Africa. Volume IV: Hedgehogs, Shrews and Bats. Eds.: M. Happold, J. Kingdon, D. Happold, T. Butynski, M. Hoffmann, M. Happold, J. Kalina. London, Bloomsbury Publishing, 2013. 800 p.

32. Сивухин Д.В. Общий курс физики: учебное пособие в 5-ти тт. Т. 2. Термодинамика и молекулярная физика. М.: Физматлит, 2005. 544 с.
33. Млекопитающие. Полная иллюстрированная энциклопедия в 2-х книгах. Книга 2: полукопытные, копытные, грызуны, зайцеобразные, слоновые, прыгунчики, насекомоядные, рукокрылые, неполнозубые, сумчатые, однопроходные. Ред.: Д. Макдональд. М.: Омега, 2007. 504 с.
34. Ботвинкин А.Д. Смертельные случаи заболевания людей бешенством в Евразии после контактов с рукокрылыми (обзор литературы) // *Plecotus et al.* 2011. Т. 14. С. 75-86.
35. Сельникова О.П., Антонова Л.А., Моисеева А.В., Ботвинкин А.Д. Случай бешенства у человека в Украине, связанный с укусом летучей мыши // *Эпидемиология и инфекционные болезни.* 2006. N 5. С. 55-56.
36. Walters C.L., Freeman R., Collen A., Dietz C., Fenton M.B., Jones G., Obrist M.K., Puechmaille S.J., Sattler T., Siemers B.M., Parsons S., Jones K.E. A continental-scale tool for acoustic identification of European bats // *Journal of Applied Ecology.* 2012. V. 49. P. 1064-1074. DOI: 10.1111/j.1365-2664.2012.02182.x
37. Курсков А.Н. Рукокрылые охотники. М.: Лесная промышленность, 1978. 136 с.
38. McCracken G.F., Safi K., Kunz T.H., Dechmann D.K., Swartz S.M., Wikelski M. Airplane tracking documents the fastest flight speeds recorded for bats // *Royal Society Open Science.* 2016. V. 3. N 11. P. 160398. DOI: 10.1098/rsos.160398
39. Кузякин А.П. Летучие мыши (систематика, образ жизни и польза для сельского и лесного хозяйства). М.: Государственное издательство «Советская наука», 1950. 444 с.
40. Kuc R. Model predicts bat pinna ridges focus high frequencies to form narrow sensitivity beams // *Journal of Acoustical Society of America.* 2009. V. 125. N 5. P. 3454-3459. DOI: 10.1121/1.3097500
41. Лапшин Д.Н. Экологическая система бабочек. М.: Наука, 2005. 206 с.
42. Ahlen I., Baagoe H. Use of ultrasound detectors for bat studies in Europe: experiences from field identification, surveys, and monitoring // *Acta Chiropterologica.* 1999. N 1. P. 137-150.
43. Емельянова А.А., Христенко Е.А. Метод мобильного акустического ультразвукового мониторинга фауны рукокрылых // *Вестник Оренбургского государственного университета.* 2013. N 6. С. 149-154.
44. Jones G., Jacobs D., Kunz T., Willig M., Racey P. Carpe noctem: the importance of bats as bioindicators // *Endangered Species Research.* 2009. N 8. P. 93-114.
45. Jones K.E., Russ J.A., Bashta A.T., Bilhari Z., Catto C., Csoz I., Gorbachev A., Gyorfi P., Hughes A., Ivashkiv I., Koryagina N., Kurali A., Langton S., Maltby A., Margiean G., Pandourski I., Parsons S., Prokofev I., Paradi S.A., Paradi S.F., Tilova E., Walters C., Weatherill A., Zavarzin O. Indicator Bats Program: a system for the global acoustic monitoring of bats. Biodiversity monitoring and conservation: bridging the gaps between global commitment and local action. London, Blackwell Press, 2011. 356 p.
46. Mac Aodha O., Gibb R., Barlow K.E., et al. Bat detective-Deep learning tools for bat acoustic signal detection // *PLoS Comput Biol.* 2018. V. 14. N 3. P. e1005995. DOI: 10.1371/journal.pcbi.1005995
47. Васеньков Д.А., Рожнов В.В. Использование ультразвукового детектора для учета рукокрылых (Chiroptera) в летнем местообитании в Московской области // *Материалы международного совещания (IX Съезд Териологического общества при РАН) «Териофауна России и сопредельных территорий».* М.: Товарищество научных изданий КМК, 2011. 18 с.
48. Львов Д.К., Дерябин П.Г., Аристова В.А., Бутенко А.М., Галкина И.В., Громашевский В.Л., Давыдова А.А., Колобухина Л.В., Львов С.Д., Щелканов М.Ю. Атлас распространения возбудителей природноочаговых вирусных инфекций на территории Российской Федерации. М.: Изд-во НПЦ МЗ РФ, 2001. 192 с.
49. Терновой В.А., Щелканов М.Ю., Шестопалов А.М., Аристова В.А., Протопопова Е.В., Громашевский В.Л., Друзяка А.В., Славский А.А., Золотых С.И., Локтев В.Б., Львов Д.К. Выявление вируса Западного Нила в птицах на территории Барабинской и Кулундинской низменностей (западносибирский пролётный путь) в летне-осенний период 2002 г. // *Вопросы вирусологии.* 2004. Т. 49. N 3. С. 52-56.
50. Щелканов М.Ю., Ананьев В.Ю., Львов Д.Н., Киреев Д.Е., Гурьев Е.Л., Аканина Д.С., Галкина И.В., Аристова В.А., Москвина Т.М., Чумаков В.М., Баранов Н.И., Гореликов В.Н., Усачёв Е.В., Альховский С.В., Ляпина О.В., Поглазов А.Б., Шляпникова О.В., Буржукина Е.Г., Борисова О.Н., Федякина И.Т., Бурцева Е.И., Морозова Т.Н., Гренкова Е.П., Гребенникова Т.В., Прилипов А.Г., Самохвалов Е.И., Забережный А.Д., Коломеец С.А., Мирошников В.А., Оропай П.Л., Гапонов В.В., Семёнов В.И., Суслов И.О., Волков В.А., Ямникова С.С., Алипер Т.И., Дунаев В.Г., Громашевский В.Л., Маслов Д.В., Новиков Ф.Т., Власов Н.А., Дерябин П.Г., Непоклонов Е.А., Злобин В.И., Львов Д.К. Комплексный эколого-вирусологический мониторинг на территории Приморского края (2003-2006) // *Вопросы вирусологии.* 2007. Т. 52. N 5. С. 37-48.

REFERENCES

1. Shchelkanov M.Yu., Popova A.Yu., Dedkov V.G., Akimkin V.G., Maleev V.V. History of investigation and current classification of coronaviruses (Nidovirales: Coronaviridae). *Russian Journal of Infection and Immunity*, 2020, vol. 10, no. 2, pp. 221-246. (In Russian) DOI: 10.15789/2220-7619-HOI-1412
2. Shchelkanov M.Yu., Kolobukhina L.V., Burgasova O.A., Kruzhkova I.S., Maleev V.V. COVID-19: etiology, clinic, treatment. *Russian Journal of Infection and Immunity*, 2020, vol. 10, no. 3, pp. 421-445. (In Russian) DOI: 10.15789/2220-7619-CEC-1473
3. Shestopalov A.M., Kononova Yu.V., Gadzhiev A.A., Gulyaeva M.A., Vasfi M.M., Alekseev A.Yu., Jamalutdi-

- nov J.M., Shchelkanov M.Yu. Biodiversity and epidemic potential of chiropteran coronaviruses (Nidovirales: Coronaviridae). *South of Russia: ecology, development*, 2020, vol. 15, no. 2, pp. 17-34. (In Russian) DOI: 10.18470/1992-1098-2020-2-17-34
4. Nikiforov V.V., Kolobukhina L.V., Smetanina S.V., Mazankova L.N., Plavunov N.F., Shchelkanov M.Yu., Suranova T.G., Shakhmardanov M.Z., Burgasova O.A., Kardonova E.V., Bazarova M.V., Antipyat N.A., Serova M.A., Orlova N.V., Zabozaev F.G., Kruzhkova I.S., Kadyshch V.A. *Novaya koronavirusnaya infektsiya (COVID-19): etiologiya, epidemiologiya, klinika, diagnostika, lechenie i profilaktika* [Novel coronavirus infection (COVID-19): etiology, epidemiology, clinics, diagnostics, treatment, and prophylaxis]. Moscow, Department of Public Health of Moscow city, 2020, 71 p. (In Russian)
 5. Gribova V.V., Okun D.B., Shalfeeva E.A., Shcheglov B.O., Shchelkanov M.Yu. Cloud service for the differential clinical diagnostics of acute respiratory viral diseases (including those associated with highly contagious coronaviruses) with an application of methods of artificial intelligence. *Yakut Medical Journal*, 2020, no. 2, pp. 44-47. (In Russian) DOI: 10.25789/YMJ.2020.70.13
 6. Chuchalin A.G. Severe acute respiratory syndrome. *Terapevticheskiy arkhiv* [Therapeutic Archive]. 2004, no. 3, pp. 5-11. (In Russian)
 7. Shchelkanov M.Yu., Kolobukhina L.V., Lvov D.K. Human coronaviruses (Nidovirales, Coronaviridae): increased level of epidemic threat. *Lechashchii vrach* [The Practitioner]. 2013, no. 10, pp. 49-54. (In Russian)
 8. Shchelkanov M.Yu., Ananiev V.Yu., Kuznetsov V.V., Shumatov V.B. Middle East respiratory syndrome: when will smouldering focus outbreak? *Tikhookeanskii meditsinskii zhurnal* [Pacific Medical Journal]. 2015, no. 2, pp. 94-98. (In Russian)
 9. Shchelkanov M.Yu., Ananiev V.Yu., Kuznetsov V.V., Shumatov V.B. Epidemic outbreak of Middle East respiratory syndrome in the Republic of Korea (May-July, 20015): reasons, dynamics, conclusions. *Tikhookeanskii meditsinskii zhurnal* [Pacific Medical Journal]. 2015, no. 3, pp. 25-29. (In Russian)
 10. Shchelkanov M.Yu., Lvov D.K. New subtype of influenza A virus from bats and new tasks for ecovirological monitoring. *Voprosy virusologii* [Problems in Virology]. 2012, suppl. 1, pp. 159-168. (In Russian)
 11. Griffin D.R. Echolocation by blind men, bats and radar. *Science*, 1944, vol. 100, no. 2609, pp. 589-590. DOI: 10.1126/science.100.2609.589
 12. Airapet'yants E.Sh., Konstantinov A.I. *Ekholokatsiya v prirode* [Echolocation in Nature]. Leningrad, Nauka Publ., 1974, 513 p. (In Russian)
 13. Konstantinov A.I., Movchan V.N. *Zvuki v zhizni zverei* [Sounds in the Life of Animals]. Leningrad, Leningrad University Publ., 1985, 304 p. (In Russian)
 14. Sergeev B.F. *Zhivye lokatory okeana* [Live Ocean Locators]. Leningrad, Hydrometeoizdat Publ., 1980, 152 p. (In Russian)
 15. Gould E., Negus N.C., Novick A. Evidence for echolocation in shrews. *Journal of Experimental Zoology*, 1964, vol. 156, pp. 19-37. DOI: 10.1002/jez.1401560103
 16. Gould E. Evidence for echolocation in the Tenrecidae of Madagascar. *Proceedings of the American Philosophical Society*. 1965, vol. 109, pp. 352-360.
 17. Brinklov S., Fenton M.B., Ratcliffe J.M. Echolocation in oilbirds and swiftlets. *Frontiers in physiology*, 2013, no. 4, pp. 123. DOI: 10.3389/fphys.2013.00123
 18. Lapshin D.N. Echolocation system of moths (Lepidoptera, Noctuidae). *Entomologicheskoe obozrenie* [Entomological review]. 1999, vol. LXXVIII, no. 1, pp. 22-39. (In Russian)
 19. Lapshin D.N. *Ekholokatsionnaya sistema babochek* [Echolocation System of Moths]. Moscow, Nauka Publ., 2005, 206 p. (In Russian)
 20. Spallanzani L. Lettere sopra il sospetto di un nuovo senso nei pipistrelli. Torino, Stamperia Reale, 1794. (In Italian)
 21. Maxim H. The sixth sense of the bats. Sir Hiram's contention. The possible prevention of sea collisions. *Scientific American*. 1912, vol. 7, suppl., pp. 148-150.
 22. Hartridge H. The avoidance of objects by bats in their flight. *Journal of Physiology*. 1920, vol. 54, pp. 54-57.
 23. Pierce G.W., Griffin D.R. Experimental determination of supersonic notes emitted by bats. *Journal of Mammals*. 1938 vol. 19, pp. 454-455.
 24. Griffin D. *Ekho v zhizni lyudei i zhivotnykh* [Echo in the lives of people and animals]. Moscow, State Physical and Mathematical Literature Publ., 1961, 110 p. (In Russian)
 25. Suthers R.A., Hartley D.J., Wenstrup J.J. The acoustic role of tracheal chambers and nasal cavities in the production of sonar pulses by the horseshoe bat, *Rhinolophus hildebrandti*. *Journal of Comparative Physiology. A: Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, 1988, vol. 162, pp. 799-813. DOI: 10.1007/BF00610969
 26. Korad V.S., Joshi P.V. Studies on naso-laryngeal region in Schneider's leaf-nosed bat, *Hipposideros speoris* (Schneider, 1800). Part 1: Anatomy. *Journal of Animal Morphology and Physiology*. 1998, vol. 45, no. 1-2, pp. 44-55.
 27. Kovalyova I.M., Taraborkin L.A. Adaptive radiation and evolution of bats (Chiroptera) under ecological and ethological concept (review). *Trudy Zoologicheskogo muzeya MGU imeni M.V. Lomonosova* [Proceedings of the Zoological Museum of the Lomonosov Moscow state University]. 2016, vol. 38, pp. 298-349. (In Russian)
 28. Curtis A.A., Simmons N.B. Unique Turbinal Morphology in Horseshoe Bats (Chiroptera: Rhinolophidae). *Anatomical Record (Hoboken)*. 2017, vol. 300, no. 2, pp. 309-325. DOI: 10.1002/ar.23516
 29. Boonman A., Bumrungsri S., Yovel Y. Nonecholocating fruit bats produce biosonar clicks with their wings. *Current Biology*, 2014, vol. 24, pp. 2962-2967. DOI: 10.1016/j.cub.2014.10.077
 30. Holland R.A., Waters D.A., Rayner J.M.V. Echolocation signal structure in the Megachiropteran bat *Rousettus aegyptiacus* Geoffroy, 1810. *Journal of Experimental Biology*, 2004, vol. 207, pp. 4361-4369. DOI: 10.1242/jeb.01288
 31. Happold M., Kingdon J., Happold D., Butynski T., Hoffmann M., Happold M., Kalina J., eds. *Mammals of*

- Africa. Volume IV: Hedgehogs, Shrews and Bats. London, Bloomsbury Publishing, 2013, 800 p.
32. Sivukhin D.V. *Obshchii kurs fiziki: uchebnoe posobie v 5-ti tt.* T. 2. *Termodinamika i molekulyarnaya fizika* [The course of General physics: textbook in 5 Vol. Vol. 2. Thermodynamics and molecular physics]. Moscow, Fizmatlit Publ., 2005, 544 p. (In Russian)
33. Macdonald D., ed. *Mlekopitayushchie. Polnaya illyustrirovannaya entsiklopediya v 2-kh knigakh. Kniga 2: polukopytnye, kopytnye, gryzuny, zaitseobraznye, slonovye, prygunchiki, nasekomoyadnye, rukokrylye, nepolnozuby, sumchatye, odnoprodukhnnye* [Mammals. Complete illustrated encyclopedia in 2 books. Book 2: Subungulata, Ungulates, Rodentia, Lagomorpha, Elephantidae, Macroscelidea, Eulipotyphla, Chiroptera, Cingulata, Marsupialia, Monotremata]. Moscow, Omege Publ., 2007, 504 p. (In Russian)
34. Botvinkin A.D. Fatal human cases of rabies in Eurasia after contacts with bats. (Review of the literature). *Plecotus et al.* 2011, vol. 14, pp. 75-86. (In Russian)
35. Selnikova O.P., Antonova L.A., Moiseyeva A.V., Botvinkin A.D. A bat bite-associated case of human hydrophobia in Ukraine. *Epidemiologiya i infektsionnye bolezni* [Epidemiology and infectious diseases]. 2006, no. 5, pp. 55-56. (In Russian)
36. Walters C.L., Freeman R., Collen A., Dietz C., Fenton M.B., Jones G., Obrist M.K., Puechmaile S.J., Sattler T., Siemers B.M., Parsons S., Jones K.E. A continental-scale tool for acoustic identification of European bats. *Journal of Applied Ecology*, 2012, vol. 49, pp. 1064-1074. DOI: 10.1111/j.1365-2664.2012.02182.x
37. Kurskov A.N. *Rukokrylye okhotniki* [Hand-winged hunters]. Moscow, Lesnaya Industriya Publ., 1978, 136 p. (In Russian)
38. McCracken G.F., Safi K., Kunz T.H., Dechmann D.K., Swartz S.M., Wikelski M. Airplane tracking documents the fastest flight speeds recorded for bats. *Royal Society Open Science*, 2016, vol. 3, no. 11, pp. 160398. DOI: 10.1098/rsos.160398
39. Kuzyakin A.P. *Letuchie myshi (sistematika, obraz zhizni i pol'za dlya sel'skogo i lesnogo khozyaistva)* [Bats (taxonomy, lifestyle, and benefits for agriculture and forestry)]. Moscow, State «Soviet Science» Publ., 1950, 444 p. (In Russian)
40. Kuc R. Model predicts bat pinna ridges focus high frequencies to form narrow sensitivity beams. *Journal of Acoustical Society of America*, 2009, vol. 125, no. 5, pp. 3454-3459. DOI: 10.1121/1.3097500
41. Lapshin D.N. *Ekhlokatsionnaya sistema babochek* [Butterfly echolocation system]. Moscow, Nauka Publ., 2005, 206 p. (In Russian)
42. Ahlen I., Baagoe H. Use of ultrasound detectors for bat studies in Europe: experiences from field identification, surveys, and monitoring. *Acta Chiropterologica*. 1999, no. 1, pp. 137-150.
43. Emelyanova A.A., Khristenko E.A. Mobile method of acoustic ultrasound monitoring of chiropteran's fauna. *Vestnik Orenburgskogo gosudarstvennogo universiteta* [Bulletin of the Orenburg State University]. 2013, no. 6, pp. 149-154. (In Russian)
44. Jones G., Jacobs D., Kunz T., Willig M., Racey P. Carpe noctem: the importance of bats as bioindicators. *Endangered Species Research*. 2009, no. 8, pp. 93-114.
45. Jones K.E., Russ J.A., Bashta A.T., Bilhari Z., Catto C., Csoos I., Gorbachev A., Gyorfi P., Hughes A., Ivashkiv I., Koryagina N., Kurali A., Langton S., Maltby A., Margiean G., Pandourski I., Parsons S., Prokofev I., Paradi S.A., Paradi S.F., Tilova E., Walters C., Weatherill A., Zavarzin O. Indicator Bats Program: a system for the global acoustic monitoring of bats. *Biodiversity monitoring and conservation: bridging the gaps between global commitment and local action*. London, Blackwell Press, 2011, 356 p.
46. Mac Aodha O., Gibb R., Barlow K.E., et al. Bat detective-Deep learning tools for bat acoustic signal detection. *PLoS Comput Biol.*, 2018, vol. 14, no. 3, pp. e1005995. DOI: 10.1371/journal.pcbi.1005995
47. Vasenkov D.A., Rozhnov V.V. Ispol'zovanie ul'trazvukovogo detektora dlya ucheta rukokrylykh (Chiroptera) v letnem mestoobitanii v Moskovskoi oblasti [Use of an ultrasonic detector for recording bats (Chiroptera) in summer habitat in the Moscow region]. *Materialy mezhdunarodnogo soveshchaniya (IX S'ezd Teriologicheskogo obshchestva pri RAN) «Teriofauna Rossii i sopredel'nykh territorii»* [Proceedings of the international meeting (IX Congress of the Theriological society of the Russian Academy of Sciences) "Teriofauna of Russia and neighboring territories"]. Moscow, KMK Publ., 2011, p. 18. (In Russian)
48. Lvov D.K., Deryabin P.G., Aristova V.A., Butenko A.M., Galkina I.V., Gromashevsky V.L., Davydova A.A., Kolobukhina L.V., Lvov S.D., Shchelkanov M.Yu. *Atlas rasprostraneniya vozbuditelei prirodnookhagovykh virusnykh infektsii na territorii Rossiiskoi Federatsii* [Atlas of distribution of natural foci virus infections on the territory of Russian Federation]. Moscow, SMC MPH RF Publ., 2001, 192 p. (In Russian)
49. Ternovoi V.A., Shchelkanov M.Yu., Shestopalov A.M., Aristova V.A., Protopopova E.V., Gromashevskii V.L., Druzyaka A.V., Slavsky A.A., Zolotykh S.I., Loktev V.B., Lvov D.K. Detection of West Nile virus in birds in the territories of Baraba and Kulunda lowlands (West Siberian migration way) during summer-autumn of 2002. *Voprosy virusologii* [Problems in Virology]. 2004, vol. 49, no. 3, pp. 52-56. (In Russian)
50. Shchelkanov M.Yu., Ananyev V.Yu., Lvov D.N., Kireev D.E., Guryev E.L., Akanina D.S., Galkina I.V., Aristova V.A., Moskvina T.M., Chumakov V.M., Baranov N.I., Gorelikov V.N., Usachev E.V., Alkhovsky S.V., Lyapina O.V., Poglazov A.B., Shlyapnikova O.V., Burukhina E.G., Borisova O.N., Fedyakina I.T., Burtseva E.I., Morozova T.N., Grenkova E.P., Grebennikova T.V., Prilipov A.G., Samokhvalov E.I., Zaberezhny A.D., Kolomeets S.A., Miroshnikov V.A., Oropai P.L., Gaponov V.V., Semenov V.I., Suslov I.O., Volkov V.A., Yamnikova S.S., Aliper T.I., Dunaev V.G., Gromashevsky V.L., Maslov D.V., Novikov F.T., Vlasov N.A., Deryabin P.G., Nepoklonov E.A., Zlobin V.I., Lvov D.K. Complex environmental and virological monitoring in the Primorye Territory in 2003-2006. *Voprosy virusologii* [Problems in Virology]. 2007, vol. 52, no. 5, pp. 37-48.

КРИТЕРИИ АВТОРСТВА

Егор М. Щелканов, физико-математическое сопровождение статьи, разработка концепции выстраивания математической части статьи, вывод формул, написание статьи. Станислав С. Уколов, вывод формул, анализ научной литературы по ультразвуковому мониторингу популяций летучих мышей, написание статьи. Мария Н. Дунаева, анализ научной литературы по эхолокации крыланов. Татьяна В. Табакаева, анализ научной литературы по строению и физиологическому значению элементов ушной раковины рукокрылых. Игорь А. Попов, анализ научной литературы по позиционированию с помощью эхолокации, написание статьи. Юрий А. Белов, анализ научной литературы по эхолокации у животных помимо рукокрылых. Надежда Н. Какарека и Анна В. Ганзевич, анализ научной литературы по эхолокации летучих мышей. Валентина Ф. Толкач, анализ научной литературы по первой (максимовской) научной гипотезе эхолокации у летучих мышей. Юрий Г. Волков, анализ научной литературы по формированию современных представлений об эхолокации у летучих мышей. Ирина В. Галкина, анализ научной литературы по истории изучения эхолокации у летучих мышей, открытию «ушного зрения» Л. Спалланцани. Михаил Ю. Щелканов, общая идея статьи, руководство процессом создания статьи, написание статьи. Все авторы в равной степени несут ответственность при обнаружении плагиата, самоплагиата и других неэтических проблем.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

AUTHOR CONTRIBUTIONS

Egor M. Shchelkano provided the physical and mathematical support for the article, developed the concept of building the mathematical part of the article, derived formulas and contributed to writing the article. Stanislav S. Ukolov derived formulas, analysed the scientific literature on ultrasonic monitoring of bat populations and contributed to writing the article.

Maria N. Dunaeva analysed the scientific literature on bat echolocation. Tatyana V. Tabakaeva analysed the scientific literature on the structure and physiological significance of elements of the bat auricle. Igor A. Popov analysed the scientific literature on positioning using echolocation and contributed to writing the article. Yury A. Belov analysed the scientific literature on echolocation in animals other than bats. Nadezhda N. Kakareka analysed the scientific literature on bat echolocation. Anna V. Ganzevich analysed the scientific literature on bat echolocation. Valentina F. Tolkach analysed the scientific literature on the first (Maxim's) scientific hypothesis of echolocation in bats. Yury G. Volkov analysed the scientific literature on the formation of modern ideas about echolocation in bats. Irina V. Galkina analysed the scientific literature on the history of the study of echolocation in bats and the discovery of "ear vision" by L. Spallanzani. Mikhail Yu. Shchelkanov conceived the general idea of the article, managed the process of creating and contributed to the writing of the article. All authors are equally responsible for plagiarism, self-plagiarism or other ethical transgressions.

NO CONFLICT OF INTEREST DECLARATION

The authors declare no conflict of interest.

ORCID

Егор М. Щелканов / Egor M. Shchelkanov <https://orcid.org/0000-0003-0202-958X>
 Станислав С. Уколов / Stanislav S. Ukolov <https://orcid.org/0000-0002-9946-6446>
 Мария Н. Дунаева / Maria N. Dunaeva <https://orcid.org/0000-0002-1728-1852>
 Татьяна В. Табакаева / Tatyana V. Tabakaeva <https://orcid.org/0000-0002-9517-7495>
 Игорь А. Попов / Igor A. Popov <https://orcid.org/0000-0002-5904-2470>
 Юрий А. Белов / Yury A. Belov <https://orcid.org/0000-0001-8313-5610>
 Надежда Н. Какарека / Nadezhda N. Kakareka <https://orcid.org/0000-0002-2567-0452>
 Анна В. Ганзевич / Anna V. Ganzevich <https://orcid.org/0000-0001-8425-0303>
 Валентина Ф. Толкач / Valentina F. Tolkach <https://orcid.org/0000-0002-1893-9580>
 Юрий Г. Волков / Yury G. Volkov <https://orcid.org/0000-0002-4631-1678>
 Ирина В. Галкина / Irina V. Galkina <https://orcid.org/0000-0001-7000-5833>
 Михаил Ю. Щелканов / Mikhail Yu. Shchelkanov <https://orcid.org/0000-0001-8610-7623>